



УДК 598.112.23:591.4(477)

**И.Б. Доценко<sup>1</sup>, В.Н. Песков<sup>2</sup>, М.В. Миропольская<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого 15, Киев, 01601, Украина  
E-mail: icoronella@gmail.com

<sup>2</sup> Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого 15, Киев, 01601, Украина  
E-mail: peskov\_53@mail.ru

<sup>3</sup> Национальный университет «Киево-Могилянская Академия»,  
ул. Сковороды 2, Киев, 04070, Украина  
E-mail: mmiropolska@ukr.net

## **СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВНЕШНЕЙ МОРФОЛОГИИ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ РОДА *DAREVSKIA*, ОБИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ УКРАИНЫ, И ИХ ВИДОВАЯ ПРИНАДЛЕЖНОСТЬ**

Сравнивали 7 выборок 3 видов рода *Darevskia* методами дискриминантного и дисперсионного анализа. Установлено отсутствие различий по большинству признаков между *D. dahli* из Закавказья и сомнительными экземплярами среди интродуцентов. По признакам внешней морфологии они определяются как истинные *D. dahli*. Все три вида отчетливо различаются между собой, и межвидовые отличия намного превышают межпопуляционные. Бисексуальный вид *D. lindholmi* имеет более высокую степень межпопуляционных отличий и изменчивости, чем партеногенетические *D. dahli* и *D. armeniaca*.

Ключевые слова: скальные ящерицы, интродукция, партеногенетические виды.

### **Введение**

Данная работа является продолжением серии статей об эксперименте по искусственной интродукции и акклиматизации скальных ящериц из Закавказья в Житомирскую область Украины, начатом И.С. Даревским и Н.Н. Щербаком в 1960-х годах (Даревский, Щербак, 1968). Обнаружение в составе популяции интродуцированных в Житомирскую область из Закавказья партеногенетических армянских скальных ящериц (*Darevskia armeniaca*) особей другого закавказского партеногенетического вида — скальной ящерицы Даля (*Darevskia dahli*) (Доценко, Даревский, 2005) поставило ряд вопросов о причинах появления этого вида в данном месте. Первоначально при постановке эксперимента по переселению скальных ящериц на территорию Житомирской области в 1963 г. интродукция вида *D. dahli* не планировалась, поэтому первым предположением был случайный завоз — попадание при переселении с Семеновского перевала (где оба вида обитают симпатрично) среди особей армянской ящерицы хотя бы одной ящерицы Даля. В 1968 г. в то же место, куда прежде выпустили *D. armeniaca*, были

© И.Б. ДОЦЕНКО, В.Н. ПЕСКОВ, М.В. МИРОПОЛЬСКАЯ, 2008–2009

переселены 11 самцов бисексуального вида *Darevskia mixta* (являющегося родительским видом по отношению к армянской скальной ящерице и ящерице Даля (Uzzel, Darevsky, 1975; Даревский, 1982), с целью получения триплоидных гибридов (Даревский, 2006) и изучения возможных последствий такой гибридизации в аспекте видообразования. Учитывая близкое родство всех трех видов, было выдвинуто предположение, что ящерицы экспериментальной популяции, определенные как *D. dahli* (Доценко, Даревский, 2005), но имеющие и некоторые отличия от кавказских популяций этого вида, могут быть гибридами *D. armeniaca* и *D. mixta* (Даревский, 2006).

В настоящей статье предпринята попытка на основе анализа и сопоставления внешнеморфологических признаков установить степень близости между популяцией ящериц Даля из Закавказья и «*D. dahli*» (чей статус является дискуссионным) из числа интродуцентов в Житомирскую область. При этом для обнаружения степени различий межвидового и внутривидового уровней сравнение производили не только между выборкой «*D. dahli*» из житомирской популяции и *D. dahli* из Закавказья, но также и с выборками *D. armeniaca* (из популяции интродуцентов и двух популяций из Закавказья, которые также сравнивали между собой, и крымского бисексуального вида *D. lindholmi* — двух выборок из популяций западной (окр. Севастополя) и восточной (окр. Феодосии) частей Крыма. Анализ межпопуляционных различий внутри как бисексуального, так и партеногенетических видов позволяет сравнить степень и характер географической изменчивости первых и вторых, а также выявить, превышают ли различия популяции дискуссионных «*D. dahli*» с *D. dahli* из Закавказья уровень обычных межпопуляционных и на основании этого сделать заключение об их видовой принадлежности по внешнеморфологическому критерию.

## Материалы и методы

Для сравнения были использованы материалы из коллекции Зоологического музея ННПМ НАН Украины (Киев), перечень которых приведен в табл. 1.

Таблица 1. Выборки трех видов рода *Darevskia* из коллекции Зоологического музея ННПМ НАНУ

Table 1. Samples of the genus *Darevskia* three species from the Zoological Museum NMNH NASU collection

Номер выборки	Вид	Номера в коллекции	Места сбора, даты сбора, коллекторы	<i>n</i>
1	<i>D. armeniaca</i>	Sr 3982/25413–25429, 3936/25240–2547	Украина, Житомирская обл., окр. с. Дениши, 7.07.2004 (17 экз.), 22.05.2002 (8 экз.). Колл. И.Б.Доценко; И.В. Кириленко и Т.Я. Кушка	25
2	<i>D. armeniaca</i>	Sr 202/2311–2318	Азербайджан, Ханларский р-н, оз. Гей-Гель, 19.06.1974. Колл. Закавказ. экспед.	8
3	<i>D. armeniaca</i>	Sr 203/2332–2348	Армения, между г. Берд и г. Иджеван, 22–23.06.1974. Колл. Закавказ. экспед.	17
4	« <i>D. dahli</i> »	Sr 4014/25558–25561, 4022/25622–25631, 4029/25695–25698	Украина, Житомирская обл., окр. с. Дениши, 17.06.2006 (4). Там же, 06.2006 (10). Там же, 1.05.2007 (4). Колл. И.Б. Доценко.	25 <sup>1</sup>
5	<i>D. dahli</i>	Sr 247/2549–2573	Грузия, окр. Тбилиси, пос. Ходжори, 22.08. 1975. Колл. И.С. Даревский	25

Окончание табл. 1

Номер выборки	Вид	Номера в коллекции	Места сбора, даты сбора, коллекторы	<i>n</i>
6	<i>D. lindholmi</i>	Sr 4023/25632–25640	Украина, АР Крым, окр. г. Севастополя, Инкерман, окр. пещерного монастыря, 15–17.07. 2007. Колл. И.Б.Доценко	9
7	<i>D. lindholmi</i>	Sr 162/1763–1773	Украина, АР Крым, Феодосийский р-н, с. Громовка, 08.1974. Колл. Н.Н. Щербак	11

<sup>1</sup> 5 экземпляров отправлены в Зоологический музей МГУ.

Камеральная обработка выполнена по 17 признакам внешней морфологии (табл. 2), уже применявшимся нами при изучении видов скальных ящериц (Доценко, Даревский, 2005; Доценко, 2007), с некоторыми сокращениями (табл. 3). Индекс L./L. сар. определяли как длину туловища с головой от кончика морды до анальной щели (L.), по отношению к длине головы и шеи от кончика морды до нижнего края воротниковых чешуй (L. сар.). Наличие мелкого надносового щитка с одной стороны учитывалось как 1, с обеих — как 2.

Таблица 2. Исследованные признаки внешней морфологии видов рода *Darevskia*Table 2. Studied external characters of the genus *Darevskia* species

Номер признака	Признак	Латинская аббревиатура
1	Количество рядов грудных и брюшных щитков	Ventr.
2	Количество зернышек между надглазничными и верхнересничными (справа)	Gran. (d)
3	Количество зернышек между надглазничными и верхнересничными (слева)	Gran. (s)
4	Количество бедренных пор на правом бедре (справа)	P. fem. (d)
5	Количество бедренных пор на левом бедре (слева)	P. fem. (s)
6	Количество чешуй вокруг середины туловища	Sq.
7	Количество преанальных чешуй вокруг анального щитка	PreA.
8	Количество чешуй вокруг центр. височного щитка (справа)	Temp. (d)
9	Количество чешуй вокруг центр. височного щитка	Temp. (s)
10	Количество воротниковых чешуй	Collar.
11	Количество увеличенных центральных преанальных чешуй	C. preA.
12	Количество рядов чешуй между центральным височным и барабанным щитками	R. temp.
13	Наличие мелкого верхненосового щитка с обеих либо с одной стороны	S. nas.
14	Отношение длины туловища с головой к длине головы	L./L. сар.
15	Отношение длины лобного щитка к его ширине	L./D. Front.
16	Отношение длины межтеменного щитка к его ширине	L./D. Par.
17	Отношение длины затылочного щитка к его ширине	L./D. Occ.

С целью установления степени различий методами дискриминантного и дисперсионного анализа сравнивали две выборки *D. dahli*: из Закавказья (Грузия) и дискуссионных «*D. dahli*»-интродуцентов (Житомирская обл.), а также три выборки *D. armeniaca* (интродуцентов в Житомирской обл. и выборки из Армении и Азербайджана) и две выборки бисексуального *D. lindholmi* из западной и восточной частей Крыма.

При обработке результатов применяли пакет программ «STATISTICA» версия 5 (StatSoft, Inc., 2001, США).

## Результаты и обсуждение

Результаты сравнения семи выборок трех исследуемых видов рода *Darevskia* методом дискриминантного анализа представлены на рисунках 1 и 2 и в таблицах 3 и 4, статистические показатели (пределы изменчивости, значения выборочных средних и ошибки) в таблице 5, степень достоверности различий (LSD-тест) в таблице 6.

Как видно из рисунка 1, все три вида отчетливо различаются между собой. Межпопуляционные различия в пределах каждого вида значительно меньше.

В первую очередь это относится к выборкам партеногенетических видов, тогда как бисексуальный *D. lindholmi* демонстрирует сравнительно большие межпопуляционные различия и большую степень изменчивости. Это же наблюдение подтверждает анализ числовых значений дистанций Махаланобиса (табл. 3): различия между популяциями бисексуального вида по этому критерию составляют 51,61, тогда как межпопуляционные различия у *D. armeniaca* — 10,92 (между популяциями 1 и 2), 20,80 (между популяциями 1 и 3) и 6,90 (между закавказскими популяциями 2 и 3), а *D. dahli* (популяции 4 и 5) всего 8,19. По данным таблицы 3 видно также, что межвидовые различия почти всегда на порядок (иногда даже на два) выше межпопуляционных.

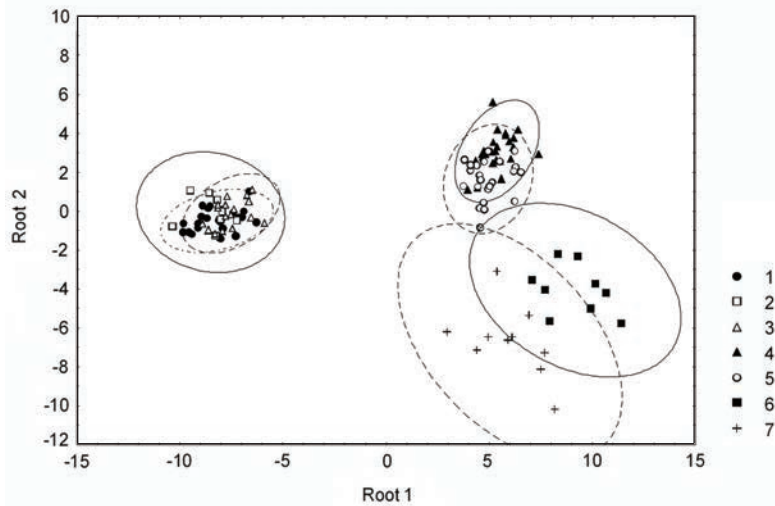
При анализе признаков, в наибольшей степени выявляющих различия между видовыми выборками (табл. 4), самые значительные различия по первой канонической

Таблица 3. Значения дистанций Махаланобиса для 7 популяций 3 видов скальных ящериц

Table 3. The Mahalanobis distance values for 7 populations of 3 species of rock lizards

Выборка	1	2	3	4	5	6	7
1	—	<b>10,92</b>	<b>20,80</b>	217,24	192,34	<b>343,23</b>	<b>271,58</b>
2	<b>10,92</b>	—	<b>6,90</b>	220,10	199,09	<b>365,11</b>	<b>278,15</b>
3	<b>20,80</b>	<b>6,90</b>	—	192,19	181,22	<b>335,65</b>	<b>247,88</b>
4	217,24	220,10	192,19	—	<b>8,19</b>	84,39	106,53
5	192,34	199,09	181,22	<b>8,19</b>	—	66,54	84,49
6	<b>343,23</b>	<b>365,11</b>	<b>335,65</b>	84,39	66,54	—	<u>51,61</u>
7	<b>271,58</b>	<b>278,15</b>	<b>247,88</b>	106,53	84,49	<u>51,61</u>	—

Примечание. Жирным шрифтом выделены межпопуляционные различия для партеногенетических видов *D. armeniaca* (выборки 1–3) и *D. dahli* (выборки 4, 5), подчеркнутым курсивом — межпопуляционные отличия для бисексуального вида *D. lindholmi*; жирным курсивом — межвидовые различия между партеногенетическим видом *D. armeniaca* и бисексуальным *D. lindholmi*, достигающие наивысших значений.



**Рис. 1.** Распределение особей семи популяций трёх видов скальных ящериц в пространстве значений первой и второй главных компонент (нумерация выборок приведена в табл.1)

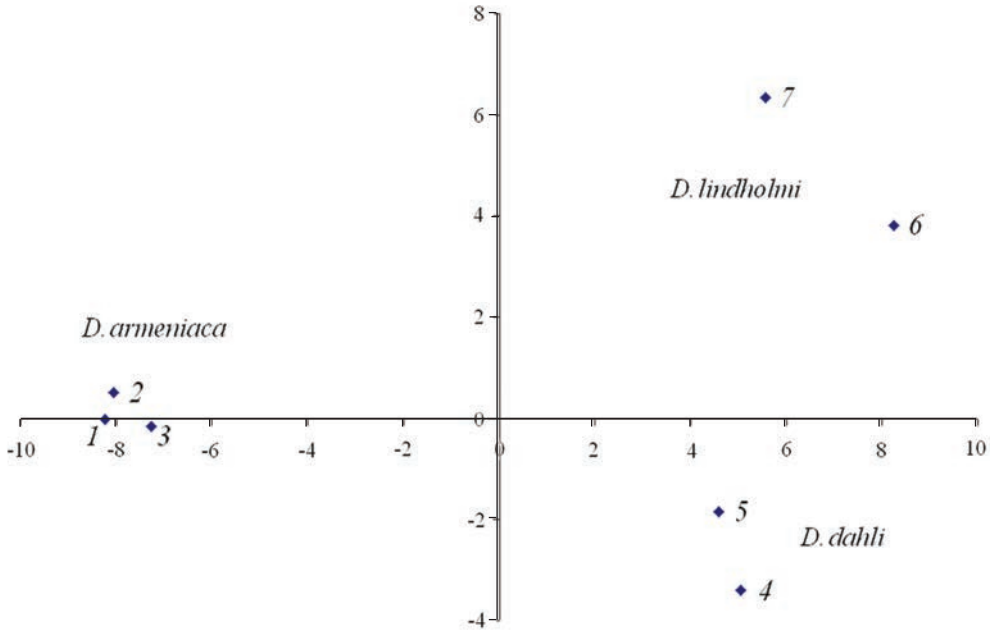
**Fig. 1.** Distribution of rock lizards specimens of seven populations of three species in the space of the first and second main components (sample numbers as shown in Table 1)

**Таблица 4. Факторные нагрузки трех первых главных компонент при сравнении семи выборок трех видов скальных ящериц**

**Table 4. The first three main components factor loads by comparing the rock lizards seven samples of three species**

Номер признака	Признак	1	2	3
1	Ventr.	0,021	<b>0,430</b>	0,209
2	Gran.(d)	<b>0,197</b>	0,067	0,032
3	Gran. (s)	<b>0,275</b>	0,093	0,015
4	P. fem. (d)	0,155	-0,073	0,016
5	P. fem. (s)	0,185	-0,052	0,025
6	Sq.	<b>0,657</b>	<b>-0,204</b>	<b>-0,329</b>
7	PreA	0,022	-0,005	-0,070
8	Temp. (d)	-0,019	<b>0,253</b>	<b>-0,337</b>
9	Temp. (s)	-0,038	<b>0,259</b>	<b>-0,463</b>
10	Collar.	0,071	0,056	0,201
11	C. preA.	<b>0,246</b>	0,124	-0,064
12	R. temp.	<b>0,305</b>	<b>-0,540</b>	0,032
13	S. nas.	0,102	<b>0,328</b>	0,082
14	L./L. cap.	-0,107	0,075	0,051
15	L./D. Front.	-0,103	<b>-0,243</b>	<b>0,621</b>
16	L./D. Par.	-0,159	<b>-0,357</b>	-0,082
17	L./D./ Occ.	0,012	<b>-0,339</b>	<b>-0,332</b>
Вклад фактора в общую дисперсию		80,8%	12,9%	3,9%

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения признаков, несущих наиболее значимые факторные нагрузки.



**Рис. 2.** Диаграмма координат распределения трех видов рода *Darevskia* в пространстве первых двух канонических переменных (нумерация выборок в табл. 1)

**Fig. 2.** Coordinates of genus *Darevskia* seven samples of three species in the space of the two canonical variables

переменной, охватывающей 80,8% общей дисперсии, составляет признака Sq. (6) = 0,657. По этому признаку близкие партеногенетические виды *D. armeniaca* и *D. dahli* отличаются значительно больше, чем более отдаленные *D. dahli* и бисексуальный *D. lindholmi*, хотя такая близость более удаленных видов явно демонстрирует не их родство, а лишь сходные проявления признаков в разных ветвях (см. закон гомологических рядов — Вавилов, 1935).

Из таблицы 5 видно, что значения этого признака у *D. armeniaca* существенно ниже, чем у двух других видов. При этом выявлены достоверные различия ( $p < 0,05$  и  $p < 0,01$ ) между выборкой армянских ящериц-интродуцентов из Житомирской области и обеими выборками из Закавказья (которые между собой достоверно не различаются); не выявлено различий между выборкой интродуцентов «*D. dahli*» и закавказской выборкой вида *D. dahli*; зато две выборки крымских *D. lindholmi* по этому признаку показывают очень существенные различия высокой степени достоверности:  $p < 0,0001$  (табл. 6).

Также значимы признаки 2, 3, 12 (табл. 4), отражающие признаки мелких элементов фоллидоза головы — «количество зернышек...», «количество рядов чешуй между центральным височным и барабанным», а кроме того, и «количество увеличенных центральных преанальных» (признак 11). По этим признакам популяции армянской ящерицы не имеют различий между собой, или достоверность их различий низка, но в высокой степени отличаются от популяций двух других видов (табл. 5, 6). В целом в пространстве значений первой канонической переменной вид *D. armeniaca* явно отличается от двух остальных.



По второй канонической переменной, охватывающей 12,9% дисперсии, наибольшие нагрузки имеют признаки  $Ventr. (1) = -0,43$ , в меньшей степени —  $Sq. (6) = -0,204$ , т. е. признаки, связанные с особенностями фоллидоза туловища, но особенно — «количество рядов чешуй между центральным височным и барабанным»  $R. temp. (12) = -0,540$ . Последний признак — один из наиболее значимых при определении рассматриваемых видов рода. У армянской ящерицы в абсолютном большинстве случаев между височным и барабанным еще один ряд чешуй, как правило это две довольно крупные чешуйки, расположенные одна над другой, у ящерицы Даля центральный височный имеет относительно меньшие размеры и отделяется от барабанного двумя, реже тремя рядами более мелких чешуек; наконец, у вида *D. lindholmi* центральный височный маленький, изредка вообще не выражен (в этом случае выбирали просто центральную чешуйку), и от барабанного щитка его отделяют от 3 до 7 рядов мелких чешуй (табл. 5).

Кроме того, значимый вклад во вторую каноническую переменную вносят признаки, отражающие особенности мелких элементов фоллидоза головы, однако иные, чем в первой канонической переменной: это признаки 13 (наличие мелкого верхненосового щитка с обеих или с одной стороны, обычно имеющегося у *D. dahli*, и лишь в исключительных случаях — у двух других видов), 8 и 9 (количество чешуй вокруг центрального височного щитка,  $Temp.$ ), а также индексы пропорций щитков головы, имеющие отрицательные значения (признаки 15, 16, 17 — табл. 4). В пространстве второй канонической переменной партеногенетические виды отчетливо отделились от бисексуального *D. lindholmi*.

По третьей канонической переменной (3,9% дисперсии) наиболее существенная нагрузка приходится на индекс «отношение длины к ширине межтеменного щитка»:  $L./D.Front. (15) = -0,621$ ; кроме того, высокие значения нагрузки имеют признаки, связанные с количеством щитков в височной области (признаки 8 и 9), и, как и по первой и второй каноническим переменным, признак  $Sq. (6)$  (табл. 4).

Все вышеуказанные признаки являются хорошими определительными для рассматриваемых видов и позволяют отчетливо различать их. Признаки, имеющие наибольшие числовые значения в пространствах 1-й и 2-й канонических переменных —  $Sq.$  и  $Ventr.$  соответственно, хотя при различении видов скальных ящериц *D. armeniaca* и *D. dahli* не менее существенными являются количество и конфигурация щитков височной области (признаки 8, 9, 12), количество зернышек между надглазничными и верхнересничными (признаки 2, 3) и наличие мелкого надносового щитка с обеих или с одной стороны (признак 13, имеющийся у большинства *D. dahli* 77,3%) (Доценко, Даревский, 2005). Также существенные при различии этих видов индексы пропорций щитков головы (признаки 15 и 17, табл. 4) оказались значимыми лишь в пространствах 2-й и 3-й отчасти канонических переменных, т. е. обладающими малым определительным весом. Следует отметить, что достоверность различий по признаку 17 очень высока при сравнении выборки *D. armeniaca* и выборки *D. dahli* из Житомирской обл. (выборки 1 и 4, 2 и 4), тогда как при сравнении их с выборкой *D. dahli* из Грузии достоверность практически отсутствует (выборки 1 и 5, 2 и 5), либо существенно меньше (выборки 3 и 5) (табл. 6). Наиболее вероятное объяснение этого обстоятельства состоит в том, что основатель популяции *D. dahli* в Житомирской обл. (видимо, единственная случайно завезенная особь) имел по данному

Таблица 5. Статистические показатели семи выборок трех видов скальных ящериц (сверху Min–Max, снизу  $M \pm m$ )  
 Table 5. Statistical indexes of rock lizards seven samples of three species (top Min–Max, bottom  $M \pm m$ )

Признак	Номер и объём (n) выборки						
	1 n = 25	2 n = 8	3 n = 17	4 n = 25	5 n = 25	6 n = 9	7 n = 10
1. Ventr.	26–28 27,04 ± 0,122	27–29 27,75 ± 0,250	27–29 27,88 ± 0,169	27–30 28,84 ± 0,160	27–30 28,80 ± 0,208	23–27 25,44 ± 0,412	24–28 25,90 ± 0,379
2. Gran. (d)	0–9 5,48 ± 0,462	3–7 5 ± 0,535	3–9 5,29 ± 0,351	10–14 11,16 ± 0,229	10–13 11,12 ± 0,194	0–16 10,33 ± 1,453	7–18 11 ± 0,882
3. Gran. (s)	2–8 4,80 ± 0,332	1–7 4,25 ± 0,750	2–6 4,65 ± 0,320	10–15 11,36 ± 0,264	10–13 11,00 ± 0,183	9–14 11 ± 0,471	7–18 10,70 ± 1,055
4. P. fem. (d)	13–18 15,48 ± 0,217	12–16 14,63 ± 0,565	11–17 15,06 ± 0,337	16–20 17,88 ± 0,226	11–20 17,40 ± 0,321	18–20 18,44 ± 0,242	17–21 19,10 ± 0,379
5. P. fem. (d)	12–17 15,36 ± 0,230	12–17 15,25 ± 0,590	14–17 15,29 ± 0,239	16–20 17,80 ± 0,224	16–20 18,04 ± 0,220	18–20 18,44 ± 0,242	18–20 18,90 ± 0,180
6. Sq.	42–48 44,60 ± 0,300	40–44 42,63 ± 0,498	40–46 43,41 ± 0,394	55–59 56,80 ± 0,224	55–59 56,60 ± 0,265	64–68 65,33 ± 0,553	54–64 59,20 ± 0,975
7. PreA.	5–10 7,88 ± 0,260	6–10 7,63 ± 0,460	7–9 7,65 ± 0,170	7–9 7,88 ± 0,105	7–9 8,16 ± 0,095	8–9 8,11 ± 0,111	6–10 8 ± 0,394
8. Temp. (d)	9–16 12,64 ± 0,321	11–14 12,13 ± 0,398	8–13 10,53 ± 0,311	10–14 12,24 ± 0,254	11–14 12,72 ± 0,227	7–14 10,67 ± 0,782	6–12 8,40 ± 0,521
9. Temp. (s)	11–16 13,16 ± 0,243	10–13 11,50 ± 0,327	9–13 11,12 ± 0,283	10–14 12,12 ± 0,240	11–14 12,64 ± 0,199	9–13 11,33 ± 0,471	7–11 8,60 ± 0,427
10. Collar.	7–11 8,52 ± 0,184	7–10 8,50 ± 0,327	8–11 8,88 ± 0,208	8–14 10,36 ± 0,305	8–11 9,32 ± 0,160	8–10 8,89 ± 0,261	8–12 10,10 ± 0,379



Окончание табл. 5

Признак	Номер и объём (n) выборки						
	1 n = 25	2 n = 8	3 n = 17	4 n = 25	5 n = 25	6 n = 9	7 n = 10
11. С. преА.	1-2 1,2 ± 0,081	1 1	1 1	2 2	2 2	1-2 1,78 ± 0,147	1-2 1,9 ± 0,1
12. R. temp.	1-2 1,08 ± 0,055	0-2 1 ± 0,189	1 1	2-3 2,04 ± 0,040	2-3 2,60 ± 0,100	3-5 4,11 ± 0,309	4-7 4,90 ± 0,277
13. S. nas.	— —	0-1 0,25 ± 0,164	0-2 0,12 ± 0,118	0-2 1,32 ± 0,138	0-2 1,20 ± 0,141	— —	— —
14. L./L. cap.	2,85-3,25 3,08 ± 0,023	3,03-3,81 3,24 ± 0,091	2,89-3,46 3,18 ± 0,031	2,65-3,33 2,92 ± 0,038	2,45-3,29 2,95 ± 0,036	2,70-2,96 2,86 ± 0,026	2,68-2,91 2,77 ± 0,030
15. L./D. Front.	0,72-0,92 0,80 ± 0,011	0,82-0,95 0,89 ± 0,015	0,76-1,04 0,95 ± 0,017	0,70-0,88 0,77 ± 0,010	0,68-0,82 0,75 ± 0,010	0,7-0,8 0,77 ± 0,017	0,83-1 0,92 ± 0,017
16. L./D. Par.	2,05-2,67 2,27 ± 0,027	1,67-2,35 2,09 ± 0,076	1,75-2,50 2,10 ± 0,042	1,07-1,80 1,54 ± 0,045	1,3-1,9 1,58 ± 0,033	1,4-2,5 1,91 ± 0,117	1,91-2,67 2,19 ± 0,073
17. L./D. Occ	0,48-0,82 0,69 ± 0,013	0,57-0,75 0,67 ± 0,022	0,50-0,62 0,55 ± 0,010	0,30-0,67 0,50 ± 0,019	0,46-1 0,65 ± 0,024	0,7-0,9 0,79 ± 0,020	0,6-1 0,81 ± 0,038

Таблица 6. Результаты сравнения семи выборок трех видов скальных ящериц (достоверность различий) по признакам внешней морфологии с использованием LSD-теста  
 Table 6. A comparison of seven samples of rock lizards (significant difference) on the basis of external morphology with the use of LSD-test

Признак	Номера сравниваемых выборок																					
	1-2	1-3	1-4	1-5	1-6	1-7	2-3	2-4	2-5	2-6	2-7	3-4	3-5	3-6	3-7	4-5	4-6	4-7	5-6	5-7	6-7	
1. Ventr.	-	++	++++	++++	++++	+++	-	++	++++	++++	+++	++	++	++++	++++	-	++++	++++	++++	++++	++++	-
2. Gran.(п.)	-	-	++++	++++	++++	++++	-	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	-	-	-	-	-	-	-
3. Gran.(л.)	-	-	++++	++++	++++	++++	-	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	-	-	-	-	-	-	-
4. P.fem.(п)	-	-	++++	++++	++++	++++	-	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	-	-	+	+	+	+++	-
5. P.fem.(л)	-	-	++++	++++	++++	++++	-	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	-	-	-	-	-	+	-
6. Sq.	++	+	++++	++++	++++	++++	-	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	-	++++	++++	++++	++++	++++	++++
7. PreA.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8. Temp.(п)	-	+++	-	-	+++	+++	+	-	+	++++	++++	+++	++++	++++	-	++	++++	++++	++++	++++	++++	++
9. Temp.(л)	+	-	++	-	+++	+++	-	-	+	++++	++++	++	++++	++++	-	+	++++	++++	++++	++++	++++	++++
10. Coll.	-	-	++++	++	-	+++	-	++++	-	-	++	++++	-	++	+++	-	+++	++	-	-	-	-
11. C.preA.	+	++	++++	++++	++++	++++	+	++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	-	++	-	+	-	-	-
12. R.temp.	-	-	++++	++++	++++	++++	-	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++
13. S.nas.	-	-	++++	++++	-	-	-	++++	++++	-	-	++++	++++	++++	-	-	++++	++++	++++	++++	++++	-
14. L/L.cap.	+	+	+++	++	+++	+++	-	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	-	-	+	-	-	++	-
15. L/D/Front	+++	++++	+	+++	-	++++	+	++++	++++	++++	-	++++	++++	++++	-	-	++++	++++	++++	++++	++++	++++
16. L/D Par.	+	+	++++	++++	++++	-	-	++++	++++	-	-	++++	++++	++++	+	-	++++	++++	++++	++++	++++	++
17. L/DOcc.	-	++++	++++	-	++	+++	++	++++	-	++	++	-	+++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	-

Примечание. - — достоверные различия отсутствуют; + —  $p < 0,05$ ; ++ —  $p < 0,01$ ; +++ —  $p < 0,001$ ; ++++ —  $p < 0,0001$ .

признаку индивидуальное отклонение в сторону большей, чем в среднем для вида, ширины затылочного щитка, что и было унаследовано потомством (принцип основателя).

Признаки 4, 5, 7 и 10 (число бедренных пор, горловых и преанальных чешуй) на практике действительно оказались в большой мере перекрывающимися у рассматриваемых видов и не работают как определительные, о чем свидетельствуют данные таблицы 4. Еще один признак, «отношение длины туловища с головой к длине головы» (14) также не дал значимых результатов, хотя в этом случае решающим, очевидно, явилось то обстоятельство, что в выборках были как взрослые, так и ювенильные экземпляры, и возрастная изменчивость оказалась настолько велика, что перекрыла видовую, хотя по данному признаку взрослые особи исследуемых видов различаются отчетливо даже визуально.

Анализ данных таблицы 6 показывает отсутствие (по 13 признакам) либо очень низкую степень достоверности различий (по 4 признакам) между закавказскими выборками армянской ящерицы, иногда несколько более высокую степень различий (по 6 и 8 признакам соответственно) между выборкой армянских ящериц-интродуцентов и каждой из закавказских выборок этого вида.

Между выборками ящериц Даля из Закавказья и из Житомирской области (выборки 4 и 5) не выявлено достоверных различий по 14 признакам, однако по количеству рядов чешуй между центральным височным и барабанным щитками (у интродуцированных ящериц их почти всегда 2, а у закавказских часто бывает и 3 — табл. 5), а также по пропорциям затылочного щитка эти выборки различаются с высокой степенью достоверности ( $p < 0,0001$ , табл. 6), что может быть объяснено действием «принципа основателя». Выборки этого вида из разных регионов между собой различаются по наименьшему количеству признаков.

Наконец, между выборками крымского вида *D. lindholmi* не обнаружено различий по 11 признакам из 17, по четырем признакам достоверность различий очень высока ( $p < 0,0001$  или  $0,001$ ) и по двум — невысока ( $p < 0,01$ ). По результатам сравнения достоверности различий (LSD-тест) этот вид также характеризуется наибольшей степенью изменчивости и различий между выборками, по сравнению с партеногенетическими видами.

При межвидовых сравнениях выборок результат получается обратным — по большинству (от 10 до 15) признаков в этих случаях имеются различия высокой степени достоверности, тогда как отсутствие или малая степень различий наблюдается лишь по 2–7 признакам (табл. 6).

Еще более убедительно разница меду межвидовыми и межпопуляционными различиями прослеживается по диаграмме, на которой отражены координаты каждой выборки в пространстве двух первых канонических переменных (рис. 2). Отчетливо видна близость между популяциями (интродуцентов и закавказскими) вида *D. armeniasa* (1, 2, 3), а также близость дискуссионной выборки «*D. dahli*» из Житомирской области (4) к выборке *D. dahli* из Грузии (5), тогда как различия между выборками бисексуального вида *D. lindholmi* (6 и 7) из Крыма более значительны, что отражается в их большей удаленности друг от друга на диаграмме.

## Выводы

1. Спорный вопрос о систематической принадлежности «*D. dahli*», обнаруженных среди интродуцированных в Житомирской области *D. armeniaca*, решается в пользу действительной принадлежности их виду *D. dahli* на основании результатов исследования внешнеморфологических признаков и сравнения выборок *D. dahli* и *D. armeniaca* из интродуцированных в Житомирскую область популяций с выборками из популяций Закавказья методом дискриминантного анализа. При этом убедительно показано, что различия между выборками *D. dahli* из Житомирской обл. и из Закавказья имеют невысокие значения и по абсолютному большинству признаков не имеют достоверных различий; эти различия сопоставимы с межпопуляционными различиями между выборками вида *D. armeniaca* и существенно меньше различий между выборками из географически удаленных популяций крымского бисексуального вида *D. lindholmi*.

2. Бисексуальный вид *D. lindholmi* проявляет значительно большую степень межпопуляционных различий и большую степень изменчивости по основным определяющим признакам, чем партеногенетические виды *D. armeniaca* и *D. dahli*.

3. Значительное сходство по ряду признаков внешней морфологии закавказского партеногенетического вида *D. dahli* с крымским бисексуальным видом *D. lindholmi* не является отражением близкого родства этих видов, а скорее проявлением гомологических рядов изменчивости по этим признакам (Вавилов, 1935). С другой стороны, существенные внешнеморфологические различия близких партеногенетических видов *D. armeniaca* и *D. dahli*, имеющих общий материнский вид *D. mixta* (Даревский, 1982), позволяя хорошо различать эти виды, не свидетельствует об удаленности их родства.

4. Скачкообразное увеличение межвидовых различий двух близких видов *D. armeniaca* и *D. dahli* отмечено в эксперименте по переселению и акклиматизации в Житомирской области Украины. В результате действия «принципа основателя» интродуцированная популяция *D. dahli*, берущая начало, вероятно, от единственной случайно завезенной особи, приобрела ряд новых отличий от родственного вида *D. armeniaca* по пропорциям затылочного щитка головы и количеству рядов чешуй между центральным височным и барабанным щитками.

Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости. — Л.: Наука, 1987. — 259 с.

Даревский И.С. Скальные ящерицы Кавказа. — Л.: Наука, 1967. — 214 с.

Даревский И.С. Замечательные скальные ящерицы // Природа. — 1982. — № 3. — С. 33–44.

Даревский И.С. Последствия несостоявшейся попытки интродукции двуполого вида скальной ящерицы *Darevskia mixta* (Méhely, 1909) (Sauria, Lacertidae) из Грузии в Житомирскую область Украины // Вестн. зоологии. — 2006. — 40, № 4 — С. 370.

Даревский И.С., Даниелян Ф.Д., Розанов Ю.М., Соколова Т.М. Внутриклональное спаривание и его вероятное эволюционное значение в группе партеногенетических видов скальных ящериц рода *Archeolacerta* // Зоол. журн. — 1991. — 7, вып. 3. — С. 63–73.

Даревский И.С., Щербак Н.Н. Акклиматизация партеногенетических ящериц на Украине // Природа. — 1968. — 5, № 3 — С. 93.

Доценко И.Б., Даревский И.С. О находке скальной ящерицы Даля *Darevskia dahli* (Darevsky, 1957) в составе популяции армянской скальной ящерицы *Darevskia armeniaca* (Méhely, 1909), интродуцированной на территорию Украины // Материали Першої конференції УГТ. — Київ, 2005. — С. 47–50.

Uzzel T.M., Darevsky I.S. Biochemical evidence for the hybrid origin of the parthenogenetic species of the *Lacerta saxicola* complex (Sauria, Lacertidae), with a discussion of some ecological and evolutionary implications // Copeia. — 1975. — No. 2. — P. 204–222.

*I.B. Dotsenko, V.N. Peskov, M.V. Miropolskaya*

ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ЗОВНІШНЬОЇ МОРФОЛОГІЇ СКЕЛЬНИХ ЯЩІРОК  
РОДУ *DAREVSKIA*, ЩО ЖИВУТЬ НА ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНИ, ТА ЇХ ВИДОВА ПРИНАЛЕЖНІСТЬ

Порівнювали 7 вибірок 3 видів роду *Darevskia* за 17 ознаками методами дискримінантного і дисперсійного аналізу. Встановлено майже повну відсутність відмін за більшістю ознак між *D. dahli* із Закавказзя та сумнівними екземплярами серед інтродуцентів. За ознаками зовнішньої морфології вони визначаються як істинні *D. dahli*. Усі три види виразно відрізняються між собою і міжвидові відміни набагато перевищують міжпопуляційні. Бісексуальний вид *D. lindholmi* має вищу ступінь міжпопуляційних відмін та мінливості, ніж партеногенетичні *D. dahli* і *D. armeniaca*.

Ключові слова: скельні ящірки, інтродукція, партеногенетичні види.

*I.B. Dotsenko, V.N. Peskov, M.V. Miropolskaya*

COMPARATIVE ANALYSIS OF GENUS *DAREVSKIA* ROCK LIZARDS EXTERNAL  
MORPHOLOGY FROM THE TERRITORY OF UKRAINE, AND THE SPECIES BELONGING OF THEM

Seven groups of samples for 3 species of *Darevskia* genus by 17 variables were compared by some dispersion and discriminant analysis. An almost complete lack of distinctions by most of variables between *D. dahli* from Transcaucasian region and casually introduced doubtful specimens is proved. They are identified as true *D. dahli* by the external morphology variables. All three species are clearly distinct from one another, and extraspecific differences are more sufficient than extrapopulation one. The bisexual species *D. lindholmi* has a high degree of extrapopulation differences and variability than parthenogenetic *D. dahli* and *D. armeniaca*.

Key words: rock lizards, introduced species, parthenogenetic species.